

## ГЕНЕТИКО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ СОВМЕСТИМОСТЬ, КАРИОТИПЫ И СИСТЕМАТИКА СТЕБЛЕВЫХ НЕМАТОД

Н. М. Ладыгина, В. Н. Барабашова

Научно-исследовательский институт биологии Харьковского университета

Вид *Ditylenchus dipsaci* рассматривается как комплекс видов и форм, находящихся на разных этапах внутривидовой дифференциации и в становлении новых видов.

Стеблевые нематоды поражают сотни видов возделываемых и дикорастущих растений из многих семейств и широко распространены в зоне умеренного климата. Известно несколько видов этой группы фитогельминтов, в том числе *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857), Filipjev, 1936, объем которого дискусионен.

В статье обобщены оригинальные и литературные данные по скрещиванию и кариотипам различных дитиленхов комплекса *D. dipsaci* (а также стеблевой нематоды картофеля — *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945), на основании которых рассматривается их систематическое положение.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ОБСУЖДЕНИЕ

К настоящему времени изучена генетико-физиологическая совместимость стеблевых нематод комплекса *D. dipsaci* из ржи, овса, картофеля, земляники, кормовой свеклы, лука, чеснока, петрушки, пастернака, красного и белого клеверов, клевера *Trifolium* sp. (очевидно, тоже красного), люцерны, конских бобов, нарцисса, флокса, тюльпана, ворсянки сукновальной — *Dipsacus fullonum* L., валерианы обыкновенной — *Valeriana officinalis* L., наперстянки желтой — *Digitalis lutea* L., подорожника приморского — *Plantago maritima* L., осота щетинистого — *Cirsium setosum* Bieb., одуванчика лекарственного — *Taraxacum officinale* Web. et Wigg. и, возможно, из других растений (в некоторых работах перечень объектов скрещиваний не приводится), а кроме того, *D. destructor* из картофеля (Sturhan, 1964, 1966, 1969, 1970; Eriksson, 1965, 1974; Webster, 1967; Ладыгина, 1969, 1970, 1973—1976, 1978а, 1978б; Windrich, 1974; Caubel, 1977 (1978)).

Кариотипы изучены в половых клетках *D. destructor* из картофеля и стеблевых нематод комплекса *D. dipsaci* из земляники, лука, чеснока, петрушки, пастернака, флокса, нарцисса, красного клевера, конских бобов, осота щетинистого, резака обыкновенного — *Falcaria vulgaris* Bernth, одуванчика лекарственного, ястребинки луговой — *Hieracium pratense* Tauch. (Zahn.) и волосистой — *H. pilosella* L., горлюхи — *Picris* sp. (Парамонов, 1962, 1970; Барабашова, 1974—1976, 1978, 1979; Sturhan, 1969, 1970), а также у не названных Штурханом, Триантафиллоу (Triantaphyllou, 1971) и Каубелем (Caubel, 1977 (1978)) дитиленхов этой группы.

Установлено, что *D. destructor* из картофеля имеет набор хромосом  $2n=48$  и не скрещивается с *D. dipsaci* из лука, чеснока, петрушки и пастернака, у которых основные хромосомные числа  $2n=24$  (Ладыгина, 1970, 1975а; Барабашова, 1974, 1978; Ладыгина, Барабашова, 1976).

Дитиленхи одуванчика лекарственного и осота щетинистого обладают основными хромосомными числами  $2n=44$  и  $2n=52$  соответственно. Они скрещиваются с *D. dipsaci* из лука и красного клевера, характеризующимися низкими хромосомными числами  $2n=24$ . Однако эти дитиленхи генетически не совместимы (Барабашова, 1974—1976, 1978, 1979; Ладыгина, 1978а, 1978б). Кроме того, стеблевые нематоды одуванчика и осота отличаются от *D. dipsaci* по морфологии. Судя по кариотипам и морфологии, дитиленхи одуванчика лекарственного и осота щетинистого являются разными видами. Возможно, что украинская популяция стеблевой нематоды одуванчика относится к *Ditylenchus sonchophila* Kirjanova, 1958. Дитиленхи осота щетинистого и осота розового (или бодяка полевого) — *Cirsium arvense* Scop. принадлежат к одному и тому же еще не описанному виду, а не к *D. sonchophila*, как мы считали ранее.

У дитиленха резака преобладающее хромосомное число  $2n=56$ , хотя в некоторых половых клетках наблюдались такие же хромосомные числа, как у стеблевой нематоды осота щетинистого (Барабашова, 1978, 1979). Эти дитиленхи имеют большое морфологическое сходство. Очевидно, стеблевые нематоды резака обыкновенного и осота щетинистого представляют собою близкие, но в определенной степени обособленные друг от друга дивергирующие формы.

Стеблевые нематоды ястребинки луговой и волосистой имеют одинаковые основные хромосомные числа  $2n=46$  и, очевидно, представляют собою одну и ту же форму. По кариотипу и морфологии дитиленх ястребинки близок к дитиленху одуванчика. Но у стеблевой нематоды ястребинки обнаружена лишь одна половая клетка с  $2n=44$ , числом, характерным для дитиленха одуванчика. Это позволяет думать, что дитиленхи ястребинки и одуванчика, вероятно, являются генетически обособленными разными видами. Данные по кариотипу стеблевой нематоды горюхи ( $2n=36—38$ ) свидетельствуют о ее видовой самостоятельности (Барабашова, 1976, 1978, 1979).

У стеблевых нематод подорожника приморского и конских бобов хромосомные числа также высокие, приблизительно  $2n=54$ . Эти дитиленхи слабо отличаются от диплоидных *D. dipsaci* по морфологии, сходны с ними по биологии и кругу растений-хозяев, а при скрещивании с диплоидами дают жизнеспособное потомство  $F_1$ . Близкие к тетраплоидным хромосомные числа позволяют предполагать полиплоидное происхождение дитиленхов из конских бобов и подорожника приморского и рассматривать их в качестве видов-двойников *D. dipsaci* (Sturhan, 1969—1971).

Большинство изученных дитиленхов *D. dipsaci* возделываемых растений имеет  $2n=24$ , скрещивается друг с другом и дает плодовитое потомство.

Основные хромосомные числа  $2n=24$  обнаружены у стеблевых нематод лука, чеснока, земляники,<sup>1</sup> петрушки, пастернака, красного клевера, флокса, нарцисса, а также у ряда дитиленхов, исследованных, но не перечисленных Штурханом, Триантафиллоу и Каубелем. Эти дитиленхи, очевидно, представляют собою диплоидные формы (Sturhan, 1969—1971; Triantaphyllou, 1971; Барабашова, 1974, 1976, 1978, 1979; Caubel, 1977 (1978)). Сходство кариотипов по числу хромосом у стеблевых нематод группы *D. dipsaci* возделываемых растений, за исключением формы из конских бобов, свидетельствует о большей ее однородности по сравнению с группой дитиленхов дикорастущих растений, что согласуется с морфологическими данными.

Вместе с тем у всех указанных выше диплоидных форм стеблевых нематод, а также у полиплоидов из дикорастущих растений, обнаружены половые клетки с гипо- и гипермодальным числом хромосом. Поскольку аберрации последнего типа у ряда форм преобладают, неправильное расхождение хромосом в метафазе мейоза, наблюдавшееся Барабашовой (1974)

<sup>1</sup> Приведенное Парамоновым (1962) для дитиленха земляники хромосомное число  $2n=16$ , по-видимому, ошибочно.

у дитиленха одуванчика, является, по-видимому, не единственным способом образования анеуплоидных клеток. Размах aberrаций и частота встречаемости анеуплоидных клеток различны у разных дитиленхов (Sturhan, 1970, 1971; Барабашова, 1974—1976, 1978, 1979). Широко распространенное у стеблевых нематод явление анеуплоидии, по-видимому, является одним из показателей генетической неоднородности как группы в целом, так и у отдельных включаемых в ее состав форм, поскольку полиморфизм по числу хромосом наблюдается также внутри одной и той же формы и даже внутри популяций (Барабашова, 1975).

Значительная генетическая неоднородность группы *D. dipsaci* возделываемых растений установлена при исследовании генетико-физиологической совместимости дитиленхов различных культур.

Некоторые расы совсем не скрещивались или продуцировали нежизнеспособные яйца. Например, Штурхан (1964, 1966) получил положительные результаты только в 29 из 205 скрещиваний. По данным Эриксона (1974), красноклеверная и тюльпановая расы не давали гибридов, однако Вебстер (1967) обнаружил бесплодные гибриды в односторонней комбинации этих дитиленхов. По его наблюдениям одностороннее скрещивание с развитием бесплодных гибридов происходило, кроме того, между дитиленхами тюльпана и стеблевыми нематодами овса и нарцисса, тогда как Уиндрих (1974) получил жизнеспособное гибридное потомство в реципрокных комбинациях тюльпановой и нарциссовой рас. Некоторые односторонне скрещивающиеся дитиленхи давали небольшое, но плодовитое потомство гибридов, например дитиленх ржи с дитиленхами овса, люцерны, свеклы, наперстянки, а также овсяная раса со свекловичной. Наряду с этим в отдельных комбинациях односторонне скрещивающихся дитиленхов, например самок валериановой расы с самцами овсяной расы, самцов люцерновой расы с самками белоклеверной и овсяной рас, развивались многочисленные гибридные популяции (Sturhan, 1964, 1966; Webster, 1967).

В группе реципрокно скрещивающихся дитиленхов во многих сочетаниях родительских пар наблюдалась односторонняя совместимость, поскольку в обратных комбинациях были обнаружены либо яйца и единичные личинки, либо стерильные гибриды или, несмотря на плодовитость гибридов в двухсторонних комбинациях, гибридные популяции развивались только в одной из них. Ситуация, соответствующая какому-нибудь одному из перечисленных вариантов проявления односторонней несовместимости реципрокно скрещивающихся форм стеблевых нематод, наблюдалась в комбинациях дитиленха красного клевера с дитиленхами люцерны, картофеля, овса, ржи и лука, при скрещиваниях овсяной расы с нарциссовой расой, белоклеверной расы с расами из овса, ржи и люцерны, флоксовой нематоды с дитиленхами лука, земляники, красного клевера, петрушки, пастернака и нарцисса, а также в других вариантах родительских пар (Sturhan, 1964, 1966; Webster, 1967; Ладыгина, 1972, 1974, 1976, 1978; Eriksson, 1974).

Вместе с тем многие двусторонне скрещивающиеся расы продуцировали многочисленное гибридное потомство в обеих комбинациях, например дитиленхи лука, земляники, красного клевера, петрушки, пастернака и нарцисса (Ладыгина, 1969, 1973, 1976, 1978б); люцерновая раса с овсяной, нарциссовой и свекловичной расами; дитиленх белого клевера с дитиленхами лука и красного клевера (Webster, 1967; Eriksson, 1974); стеблевые нематоды тюльпана и нарцисса (Windrich, 1974) и др.

В общем гибриды размножались слабее родительских форм. Во многих вариантах скрещиваний отмечены повышенная смертность гибридного потомства, нарушения структуры гибридных популяций и значительное количество анатомо-морфологических aberrаций у нематод (Sturhan, 1964, 1966; Webster, 1967; Eriksson, 1965, 1974; Ладыгина, 1969, 1972—1978б).

Обнаруженные в целом ряде комбинаций дитиленхов группы *D. dipsaci* возделываемых растений нескрещиваемость, односторонняя скрещиваемость, слабая реципрокная скрещиваемость, бесплодие, снижение плодовитости, гибель гибридов в первом или последующих поколениях, нарушения структуры и отсутствие гибридных популяций в реципрокных или односторонних комбинациях, повышенное по сравнению с контролем количество аномальных особей в гибридном потомстве — все эти факты свидетельствуют об определенной генетико-физиологической несовместимости скрещиваемых дитиленхов, о наличии механизмов репродуктивной изоляции между ними, развитых в разной степени между различными формами стеблевых нематод. Это, в свою очередь, указывает на разнообразие в уровнях дифференциации генетической структуры различных дитиленхов данной группы, в характере и глубине их генетической обособленности друг от друга (Ладыгина, 1972, 1975б, 1978б; Ладыгина, Барабашова, 1976). Однако в ряде скрещиваний отрицательные результаты могли быть следствием неблагоприятных условий опытов: подбора неподходящих общих растений-хозяев и других факторов.

Существенная генетическая неоднородность выявлена также внутри рас между популяциями различного происхождения (Webster, 1967; Eriksson, 1974; Windrich, 1974; Ладыгина, 1969, 1976, 1978б, и др.).

Наличие у стеблевых нематод комплекса *D. dipsaci* полиплоидии, кариотипического полиморфизма по числу хромосом, полной или частичной несовместимости различных дитиленхов за счет развитых в разной степени механизмов репродуктивной изоляции указывает на генетическую дифференциацию данной группы от внутривидового до межвидового уровня. В основе этой дифференциации лежит адаптация к условиям существования, к специфике жизни в растениях-хозяевах.

В настоящее время общепризнано давно известное мнение о сборном характере вида *D. dipsaci*. Некоторые формы дитиленхов, например стеблевые нематоды люцерны, земляники, лука, флокса, красного клевера, осота огородного — *Sonchus oleraceus* L., пикульника обыкновенного — *Galeopsis tetrahit* L. и другие, были выделены рядом авторов в отдельные виды, но самостоятельность многих из них или подвергается сомнению или отвергается.

Имеющиеся сведения, прежде всего кариологические и генетические, дают основание ставить вопрос о необходимости выведения из состава *D. dipsaci* в качестве самостоятельных видов стеблевых нематод осота щетинистого и осота розового (или бодяка полевого) — *Ditylenchus* sp., дитиленха горюхи — *D. sp.*, дитиленхов подорожника приморского — *D. sp.* и конских бобов — *D. sp.*, дитиленха одуванчика лекарственного — *D. sp.* и, возможно, дитиленха ястребинки луговой и волосистой — *D. sp.*, если в дальнейшем не будет установлена принадлежность стеблевых нематод одуванчика и ястребинки к *D. sonchophila*. Систематическое положение близкой к дитиленху осота щетинистого стеблевой нематоды резака обыкновенного неясно, но необходимость выведения ее из состава *D. dipsaci* несомненна.

Эрикссон (Eriksson, 1974) высказал мнение, что красноклеверная, люцерновая и белоклеверная расы, по-видимому, подходят под концепцию видов-двойников по отношению к *D. dipsaci* и друг к другу, так как в его опытах и в большинстве комбинаций, изученных Вебстером (1967), они оказались генетически несовместимы или почти не совместимы с другими расами *D. dipsaci*. Но в наших опытах (Ладыгина, 1969, 1976) были получены многочисленные жизнеспособные гибридные популяции при двусторонних скрещиваниях стеблевой нематоды красного клевера с несколькими формами дитиленхов.<sup>2</sup> Вероятно, красноклеверная, а также люцерновая, белоклеверная, пастернаково-петрушковая и другие дити-

<sup>2</sup> Однако в части наших опытов могло иметь место определенное влияние многолетнего разведения красноклеверного дитиленха в луковичах лука.

ленхи, характеризующиеся существенной спецификой генетической структуры, представляют собою зарождающиеся виды. Расы, односторонне скрещивающиеся и односторонне совместимые (в экспериментальных условиях) с остальными расами, например флоксовая, являются либо полувидами, т. е. формами, находящимися в становлении новых видов, когда видообразование еще не завершено, либо самостоятельными видами. Совместимые расы, например земляничная, луковая и другие, составляют многообразную группу внутривидовых форм с определенной генетической обособленностью друг от друга.

Таким образом, вид *D. dipsaci* в настоящем объеме представляет собой комплекс видов и форм, находящихся на разных этапах внутривидовой дифференциации и в становлении новых видов. Он останется комплексным и после выведения из его состава дитиленхов, о которых говорилось выше, так как есть основания предполагать, что среди мало изученных и не изученных форм этой обширной группы стеблевых нематод имеется еще ряд дитиленхов видового уровня.

### Л и т е р а т у р а

- Б а р а б а ш о в а В. Н. 1974. Кариотипические особенности некоторых форм стеблевых нематод сборного вида *Ditylenchus dipsaci* (Kühn, 1857) Fil., 1936. — Паразитология, 8 (5) : 408—412.
- Б а р а б а ш о в а В. Н. 1975. О кариотипах стеблевых нематод красного клевера и нарциссов. — Бюлл. Всесоюз. ин-та гельминтологии, 15 : 24—28.
- Б а р а б а ш о в а В. Н. 1976. Кариотипические особенности дитиленхов диких растений. — Тез. докл. VIII Всесоюз. совещ. по нематодным болезням сельскохозяйств. Кишинев : 70—71.
- Б а р а б а ш о в а В. Н. 1978. Кариологические исследования стеблевых нематод комплекса *Ditylenchus dipsaci*. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 5 : 109—114.
- Б а р а б а ш о в а В. Н. 1979. Кариотипы стеблевых нематод дикорастущих растений. — Паразитология, 13 (3) : 257—261.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1969. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. I. Скрещивание дитиленхов лука, земляники и клевера. — Паразитология, 3 (6) : 559—567.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1970. О физиологической совместимости разных форм стеблевых нематод. II. Скрещивание дитиленхов лука, чеснока и картофеля. — Паразитология, 4 (2) : 133—135.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1972. Итоги исследования физиологической совместимости стеблевых нематод. — В кн.: Нематодные болезни сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. М. : 118—119.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1973. О физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. III. Скрещивание дитиленхов петрушки, пастернака, лука и земляники. — Паразитология, 7 (1) : 67—71.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1974. О генетико-физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. IV. Скрещивание флоксовой нематоды с другими дитиленхами. — Паразитология, 8 (1) : 63—69.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1975а. Скрещивание стеблевой нематоды из картофеля — *Ditylenchus destructor* Thorne, 1945 с нематодами из петрушки и пастернака — *D. dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, 10 : 118—120.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1975б. Изучение генетико-физиологической совместимости стеблевых нематод. — Тез. докл. VIII научн. конф. паразитологов Украины. Киев : 92—94.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1976. О генетико-физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. V. Скрещивание красноклеверной расы с другими дитиленхами. — Паразитология, 10 (1) : 40—47.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1978а. О генетико-физиологической совместимости различных форм стеблевых нематод. VI. Скрещивание дитиленхов возделываемых и сорных растений. — Паразитология, 12 (3) : 218—222.
- Л а д ы г и н а Н. М. 1978б. Генетико-физиологическая совместимость и таксономическое положение различных форм стеблевых нематод. — В кн.: Фитогельминтологические исследования. «Наука», М. : 65—77.
- Л а д ы г и н а Н. М., Б а р а б а ш о в а В. Н. 1976. О генетико-физиологической совместимости и кариотипах стеблевых нематод. — Паразитология, 10 (5) : 449—455.
- П а р а м о н о в А. А. 1962. Основы фитогельминтологии, т. 1. Изд-во АН СССР, М. : 1—480.
- П а р а м о н о в А. А. 1970. Основы фитогельминтологии, т. III. Изд-во АН СССР, М. : 1—253.

- C a u b e l G. 1977 (1978). Variabilité intraspécifique chez *Ditylenchus dipsaci* (Kühn), Fil. — Ann. zool. Ecol. anim., 9 (3) : 570—571.
- E r i k s s o n K. B. 1965. Crossing experiments with races of *Ditylenchus dipsaci* on callus cultures. — Nematologica, 11 (2) : 244—248.
- E r i k s s o n K. B. 1974. Intraspecific variation in *Ditylenchus dipsaci*. I. Compatibility tests with races. — Nematologica, 20 (2) : 147—162.
- S t u r h a n D. 1964. Kreuzungsversuche mit biologischen Rassen des Stengelälchens (*Ditylenchus dipsaci*). — Nematologica, 10 (2) : 328—334.
- S t u r h a n D. 1966. Wirtspflanzenuntersuchungen an Bastardpopulationen von *Ditylenchus dipsaci* — Rassen. — Z. Pflanzenkrankh. und Pflanzenschutz., 73 (3) : 168—174.
- S t u r h a n D. 1969. Das Rassenproblem bei *Ditylenchus dipsaci*. — Mitt. Biol. Bundesanst. Land- und Forstwirts., Berlin—Dahlem, 136 : 87—98.
- S t u r h a n D. 1970. *Ditylenchus dipsaci* — ein Artenkomplex? — Nematologica, 16 (2) : 327—328.
- S t u r h a n D. 1971. Biological Races. In: Zuckerman B. M., Mai W. F. and Rohde R. A. Plant parasitic nematodes, v. 2, N. Y. a. London : 51—69.
- T r i a n t a p h y l l o u A. C. 1971. Genetics and Cytology. In: Zuckerman B. M., Mai W. F. and Rohde R. A. Plant parasitic nematodes, v. 2, N. Y. a. London : 1—34.
- W e b s t e r J. M. 1967. The significance of biological races of *Ditylenchus dipsaci* and their hybrids. — Ann. appl. Biol., 59 : 77—83.
- W i n d r i c h W. A. 1974. Attack of tulip by hybrids of tulip and narcissus races of *Ditylenchus dipsaci*. — Nematologica, 20 (2) : 269—270.

---

#### GENETIC AND PHYSIOLOGICAL COMPATIBILITY, KARIOTYPES AND TAXONOMY OF THE STEM EELWORM

N. M. Ladygina, V. N. Barabashova

#### S U M M A R Y

On the basis of generalization of our own and literary data on the crossing and karyotypes of stem eelworms the species *Ditylenchus dipsaci* is regarded herein as a complex of species and forms which are at different stages of intraspecific differentiation and at the stage of formation of new species. A question is raised on the necessity to exclude some forms of stem eelworms from the species and to accord them a distinct species status.

---